Die Resultate erinnern an manchen Punkten, die der Untersuchungen von Goldschmidt u. a. über das podoptera Effekt und die von Dubinin über die extraveins, beide bei *D. melanogaster*.

ZITIERTE LITERATUR

Dubinin, N. P. 1948. *Experimental investigation of the integration of hereditary systems in the processes of evolution of populations.* Zhurn. Obshoch Biol. 9: 203. (Übersetzung von Prof. I. M. Lerner.)

Goldschmidt, R. B. et al. 1951. *The Podoptera effect in D. melanogaster.* Univ. of California Publ. in Zöology 55: 67.

Hartung, E. W. 1950. *Inheritance of a Tumor in D. mel.* Journ. of Heredity 41: 269.

Herskowitz, J. H. a. W. J. Burdette. 1951. *Some genetic and enviromental influences on the incidence of a melanotic tumor in Drosophila.* J. Exp. Zoology 117: 449.

Lerner, J. M. 1954. *Genetic Homeostasis.* Edinburgh and London.

Mather, K. 1942. *The balance of polygenic combinations.* J. of Genetics 43: 309.

No 20. **Georg Benz,** Zürich. — Zur Funktion einiger Sinnesorgane bei Larven von *Drosophila melanogaster*. (Mit 2 Textabbildungen.)

Die vorliegenden Untersuchungen wurden zum grössten Teil am entomologischen Institut der Universität Cambridge (England) ausgeführt und im Zoologisch vergl. anatomischen Institut der Universität Zürich beendigt. Herrn Prof. V. B. Wigglesworth möchte ich für die Überlassung des Materials und für wertvolle Ratschläge meinen herzlichsten Dank aussprechen.

I. Einleitung.

Drosophila melanogaster ist wohl das vielseitigst untersuchte Insekt. Trotzdem ist vieles aus der Biologie dieser Fliegen noch

unbekannt. In dem neuen, zusammenfassenden Werke „Biology of Drosophila“ [1] werden zwar verschiedene larvale Sinnesorgane beschrieben; über deren Funktion wird jedoch nichts ausgesagt. Die Angaben in dem erwähnten Buche beziehen sich auf eine Arbeit von HERTWECK (1931), worin dieser den Bau des Nervensystems und der Sinnesorgane von *Drosophila melanogaster* beschreibt. Die Sinnesphysiologie von *Drosophila*-larven ist nie untersucht worden. Alle Arbeiten in dieser Richtung wurden mit den Larven von Hausfliegen und Fleischfliegen gemacht (u. a. BOLWIG 1946, HAFEZ 1950). Die wichtigsten Sinnesorgane des Kopfsegmentes von *Drosophila*-larven sind nochmals untersucht und ihre Funktionen nach Möglichkeit bestimmt worden.

II. Methoden

Zu den verschiedenen Untersuchungen wurden Larven, die kurz vor der Migrationsphase standen, verwendet. Die einzelnen Sinnesorgane konnten mit einem Mikrokauterisator zerstört werden. Alle Operationen wurden an narkotisierten Tieren unter dem Binokular ausgeführt; gleichzeitig sind auch die Kontrolltiere narkotisiert worden. Da *Drosophila melanogaster*-Larven auf trockenem Grunde nicht gut kriechen können, mussten sie auf feuchtem Filterpapier oder auf Agarböden geprüft werden.

Für die Geruchsteste wurde auf das Zentrum einer Glasplatte ein rundes Scheibchen Filterpapier (⌀ = 2 cm) mit der Geruchsubstanz gelegt. Dieses Scheibchen wurde mit einem feuchten Filterpapierring umgeben und darauf geachtet, dass zwischen diesem und dem zentralen Scheibchen ein Zwischenraum von ca. 3 mm offen blieb. Larven, die auf dem feuchten Ring herumkrochen, verliessen diesen selten, falls man dafür sorgte, dass die richtige Feuchtigkeit bewahrt wurde (der Ring darf nicht zu nass sein). Bei negativer Reaktion zur Geruchsubstanz krochen die Larven zur Peripherie des Ringes; bei positiver Reaktion dagegen sammelten sie sich am Innenrand des Ringes oder wagten sich sogar zur Geruchsquelle hinüber.

Nach jedem Versuch musste die Glasplatte mit heissem Wasser gut gewaschen werden.

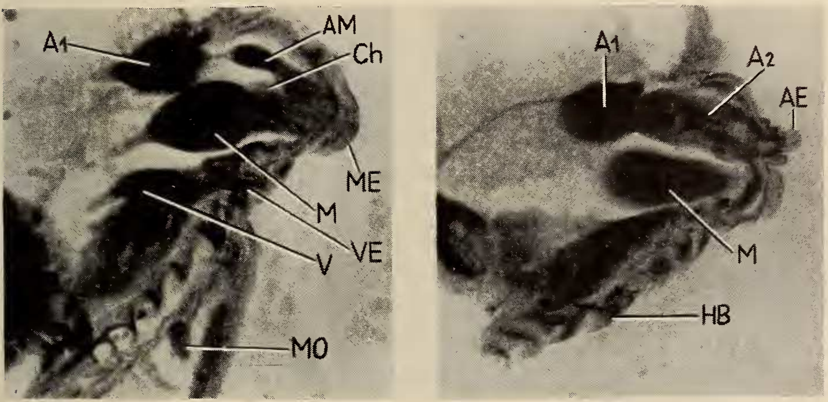
Morphologische Studien wurden an 6μ dicken Schnittpräparaten (Färbung: Hämalaun — Orange oder Hämalaun — Lichtgrün), an Frischpräparaten mit Methylenblaufärbung und an lebenden, mit Kohlendioxyd oder Aether narkotisierten Tieren gemacht. Zur Ergänzung und zum Vergleich wurden Larven von *Calliphora erythrocephala* und *Musca domestica* untersucht.

[1] Demerec edit. 1950.

III. Die Organe des Kopfsegmentes

1. *Die Organe der Kopflappen*

Die Organe der Kopflappen bilden je einen Antenno-Maxillar-Komplex (Keilin 1915, Hertweck 1931). Das Antennen-Ganglion (Abb. 1 *a* = A_1; Abb. 1 *b* = A_1, A_2) mit seinem Terminalorgan (AE) wird vom Oberschlundganglion her innerviert. Das Maxillar- und



a b

Abb. 1.

Zwei aufeinanderfolgende Schnitte durch den Antenno-Maxillar-Komplex einer Larve von Drosophila melanogaster. A_1, A_2 Antennenganglion; AE Terminalorgan des Antennenganglions; AM Antenno-Maxillar-Ganglion; Ch Chordotonalorgan; HB Hakenborstenplatte; M Maxillarganglion; ME Terminalorgan des Maxillarganglions; MO Mundorgan; V Ventralganglion; VE Ventralorgan.

das Ventral-Ganglion (M und V) mit ihren Terminalorganen (ME und VE) sind in Verbindung mit dem Unterschlund-Verbund-ganglion. Zwischen dem Antennen- und dem Maxillarganglion befinden sich zwei Chordotonalorgane (davon eines Abb. 1 *a* Ch). Keilin (1915) fand in Larven verschiedener Familien cyclorhapher Dipteren (u. a. in *Muscidae* und *Drosophilidae*) ein sekundäres Ganglion, welches eine Verbindung zwischen dem Antennen- und dem Maxillarganglion bildet. Hertweck (1931) erwähnt dieses Antenno-Maxillarganglion ebenfalls für *Drosophila melanogaster*

Abb. 1 *a* = AM), während Bolwig (1946) berichtet, dass er keine solche Verbindung bei *Musca domestica* habe finden können. Das Terminalorgan von AM (das akzessorische Maxillarorgan, Abb. 2 = AME) besteht aus zwei Zapfen, die bei *Drosophila melanogaster* in das Terminalorgan des Maxillarganglions eingeschlossen sind. Nach Bolwig sollen diese Zapfen nicht mit AM, sondern durch ein akzessorisches Ganglion mit dem Maxillarganglion verbunden sein. Dies stimmt sicher nicht. Abbildung 1 *a* zeigt deutlich, dass AM aus A_1 abzweigt. Die gleiche Situation wurde auch in Larven von *Musca* und *Calliphora* gefunden.

a) *Das Antennenorgan.*

Nachdem dieses Organ, das in einen glaskörperähnlichen Zapfen ausläuft (AE), von verschiedenen Autoren als Lichtsinnesorgan bezeichnet worden ist, konnte Bolwig (1946) bei *Musca domestica* sehr präzis zeigen, dass es sich hier um ein Geruchsorgan handelt. Nach meinen Befunden gilt dies auch für *Drosophila*-larven. Wurden beide Antennenorgane mit dem Mikrokauterisator vorsichtig zerstört, so verloren die Larven den Geruchsinn, nicht aber den Lichtsinn. Getestet wurden die Reaktionen der Larven auf die Gerüche von Bäckerhefe, Pfeifensaft (Tabakteer) und Butylamin. Die ersten beiden Gerüche wirken auf normale *Drosophila*-larven anziehend, der dritte abstossend. Wurde den Tieren nur eines der Organ entfernt, so waren die Larven noch in der Lage, die Quelle eines angenehmen Geruches zu finden, resp. einen abstossenden Geruch zu meiden.

Es wurde nun untersucht, welche Rolle der Geruchsinn im Leben der *Drosophila*larve spielt. In Geruchstesten mit frischen Früchten (Apfel, Pfirsich, Banane, Orange, Citrone), Melasse und frischem Mais-Standardfutter zeigten die Tiere keine Reaktionen. Melasse, Maisfutter und alle Früchte wirkten hingegen positiv, wenn sie durch Hefe zur Gärung gebracht wurden; diese Reaktion war aber nicht stärker als bei reiner Hefe. Es schien daher wahrscheinlich, dass normalerweise vor allem die Hefegerüche wahrgenommen werden. Die Reaktion der *Drosophila*-larven zu den Gerüchen chemisch reiner Substanzen wurde getestet, um zu sehen, ob eine bestimmte Stoffgruppe besonders bevorzugt werde. Wie die Tabelle 1 zeigt, spielen die normalen Gärungsprodukte wie Aethanol und Essigsäure keine Rolle, ebensowenig Vitamin B_1,

welches für uns ähnlich wie Hefe riecht. Die schwach positive Reaktion auf Butylacetat zeigt, dass Fruchtaether eventuell doch eine positive Rolle spielen können. Aus welchem Grunde Eukalyptusoel und Pfeifensaft auf Drosophilalarven anziehend wirken, ist dem Autor vorläufig unerklärlich.

Tabelle 1.

Alkohole	Reakt.	Säuren	Reakt.	Verschiedene	Reakt.
Methyl-A.	0	Ameisen-S.	—	Ammoniak	—
Aethyl-A.	0	Essig-S.	0*	Pyridin	—
Butyl-A.	(—)	Propion-S.	(+)	Eukalyptusöl	+**
Amyl-A.	+	Butter-S.	+	Butylacetat	(+)
Capryl-A.	(—)	Capron-S.	(—)	Vitamin B_1	0

Tabelle 1: Reaktion von *Drosophila*larven auf die Gerüche verschiedener reiner Substanzen. + = positive, 0 = keine, — = negative, (+) (—) = schwache Reaktion. * = bei hoher Konzentration negativ. ** = bei hoher Konzentration treten Störungen ein, da die gesamte Larvenhaut gereizt wird.

Die Orientierungsmechanismen einer Larve in einem Duftfeld sind sehr einfach. Wie die Tabelle 2 zeigt, beschleunigt eine Larve ihre durchschnittliche Geschwindigkeit in einem positiven Duftfeld, während sie sich umgekehrt in einem negativen Geruchsfeld langsamer bewegt. Dies ist ein Beispiel von positiver und negativer Orthokinese (Gunn, Kennedy and Pilou 1937). In einem angenehmen Duftfeld kriecht die Larve geradeaus, während sie in einem unangenehmen Duftfeld Suchbewegungen macht und einen unregelmässigen Weg verfolgt. Dieser zweite Mechanismus wird von Gunn et all. Klinokinese genannt. Beide Mechanismen wirken kombiniert. In einem zunehmenden Gradienten eines positiven Duftes wirkt fast nur die Orthokinese und die Larve kommt rasch vorwärts; umgekehrt wird in einem abnehmenden positiven Duftgradienten die Geschwindigkeit verlangsamt, und die Klinokinese bringt die Larve wieder in die richtige, direkte Stellung zur Duftquelle.

TABELLE 2.

Testgeruch	Reakt.	Geschwindigkeit in mm/min.	Differenz zu Kontrolle	
Pyridin	—	27,4 ± 1,23	—3,8	signifikant
Ammoniak 5% .	—	27,3 ± 2,31	—3,9*	nicht signifikant
» 1% .	(—)	31,6 ± 1,33	—2,3	
Capronsäure . .	(—)	31,2 ± 1,77	—2,7	
Kontrolle . . .		33,9 ± 1,12		
Hefe	+	38,9 ± 1,94	+5,0	signifikant
Pfeifensaft . . .	+	41,5 ± 1,23	+7,6	

Tabelle 2: Geschwindigkeit in mm/min von je 10 Larven in verschiedenen Geruchsfeldern. Bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 5% beträgt t etwa 2,3. * In hohen Konzentrationen scheint Ammoniak besondere Nebenwirkungen zu haben, deshalb die starke Streuung.

b) *Das Maxillarorgan und das Ventralorgan.*

Das Maxillar- und das Ventralorgan sind von je einem Ast des gleichen, aus dem Suboesophagealganglion entspringenden Nervenstammes innerviert. Man erwartet, dass beide Organe Geschmacksfunktion haben. Diese Hypothese wurde von BOLWIG (1946) aufgestellt; er konnte sie aber nicht verifizieren. Da die Larven von *Musca* und *Calliphora* sehr schlechte „Schmecker“ sind, ist dies nicht ertaunlich. Sie zeigen keine Reaktion auf gesättigte Lösungen von Kochsalz oder Oxalsäure, während *Drosophila*-larven auf beide Substanzen schon bei schwächeren Konzentrationen negativ reagieren.

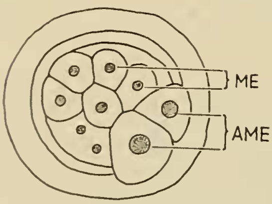


ABB. 2.

Terminalorgan des Antenno-Maxillar-Ganglions (AME) und Terminalorgan des Maxillarganglions (ME). Halb schematisch.

Das Maxillarorgan setzt sich aus 7 kleinen Zäpfchen zusammen (Abb. 2 ME). Da das aus zwei grösseren Zapfen bestehende Terminalorgan des Antenno-Maxillarganglions (Abb. 2 AME) bei *Drosophila* im Maxillarorgan eingeschlossen ist, war es nicht möglich, nur AME resp. ME zu zerstören.

Für die Geschmacksteste wurden Petrischalen mit Agarböden verwendet. Die eine Hälfte eines solchen Testbodens war vorher mit 40%iger Kochsalz- resp. Oxalsäurelösung behandelt worden. Larven mit kauterisierten Maxillarorganen blieben auf der

geschmacklosen Seite der Arena; d. h. sie zogen sich zurück, wenn sie die salzige, resp. saure Agarfläche erreichten, hatten also ihren Geschmacksinn nicht verloren. Wurde den Larven nur das Ventralorgan zerstört, so blieb die Reaktion zu salzig oder sauer zwar negativ, jedoch nicht mehr sehr streng. Eine sehr schwache (aber immer noch negative) Reaktion zeigten die Larven, wenn sowohl die Maxillar- wie auch die Ventralorgane zerstört worden waren. Bei diesen Organen handelt es sich also ohne Zweifel um Geschmacksorgane. Es muss aber noch andere Geschmacksrezeptoren geben.

c) *Das Terminalorgan des Antenno-Maxillarganglions.*

Larven, die in einer Arena, deren Agarboden zur Hälfte glatt und zur Hälfte aufgerauht ist, herumkriechen, bleiben auf der rauhen Fläche oder kriechen darauf, falls sie diese zufällig erreichen. Meistens wenden sich die Larven brüsk zurück, wenn sie von der rauhen auf die glatte Fläche kommen. HERTWECK (1931) und STRASBURGER (1935) glaubten, dass der ganze Antenno-Maxillar-Komplex taktile Funktionen habe. Dies stimmt nur in beschränktem Ausmass. Der taktile Sinn der Larven wird etwas geschwächt, wenn das Maxillarorgan zerstört wird. Solche Tiere meiden immer noch die glatte Fläche der Arena, machen aber nicht mehr eine so brüske Wendung, sobald sie die Kopflappen auf die glatte Fläche gesetzt haben. Es könnte also sein, dass das im Maxillarorgan eingeschlossene Terminalorgan des Antenno-Maxillarganglions taktile Funktion hat; seine Innervierung vom Antennenganglion her würde dieser Funktion recht gut entsprechen.

d) *Die Chordotonalorgane des Antenno-Maxillar-Komplexes.*

Sicher wird der leichteste Druck auf die Kopflappenorgane auch auf die Chordotonalorgane (Abb. 1 *a* Ch), die zwischen dem Antennen- und dem Maxillarganglion ausgespannt sind, übertragen. Beim Kriechen presst die Larve ihre Kopflappen fest auf die Unterlage. Tiere ohne Kopflappen bewegen sich nur träge. Nach starker Kauterisation dieser Lappen beobachtet man auch oft eine tonische Kontraktion des Rückens und unkoordinierte Kriechbewegungen. Die Beobachtungen lassen die Hypothese zu, dass die Chordotonalorgane der Kopflappen zur Stimulation und Koordination der Kriechbewegungen beitragen.

2. *Die Mund- und Pharynx-Sinnesorgane.*

Lage wie auch Innervation der Mundorgane (Abb. 1 MO) und der Pharynxsinnesorgane deuten auf Geschmacksorgane hin. (Einzelheiten bei Hertweck 1931.)

Es ist bereits erwähnt worden, dass Larven, bei denen sowohl die Maxillar- wie auch die Ventralorgane zerstört worden waren, immer noch eine schwache Reaktion auf Kochsalz und Oxalsäure gezeigt haben. Diese Reaktionen hörten aber ganz auf, wenn auch die Mundorgane auf der Unterlippe zerstört wurden.

Dass die Pharynxorgane ebenfalls Geschmacksfunktion haben, ist sehr wahrscheinlich. In einer Testarena mit zur Hälfte süssem Agarboden konnte keine ausgeprägte Bevorzugung der süssen Hälfte beobachtet werden. Trotzdem fressen *Drosophila*-larven auf süssem Futter mehr und wachsen schneller als auf relativ geschmacklosem, oder gar saurem oder bitterem Futter. Diese Ergebnisse konnten durch die in Tabelle 4 eingetragenen Fütterungsversuche bestätigt werden. Die Kontrolltiere bekamen eine Karminaufschwemmung auf Filterpapier zu fressen; die Testtiere eine solche Aufschwemmung mit verschiedenen Zusätzen. Die Ergebnisse deuten an, dass die Geschmacksqualität süss von den inneren Pharynx-Sinnesorganen wahrgenommen wird.

Tabelle 4.

Karminaufschwemmung mit	Fütterungsdauer in Std.	Zustand des Verdauungstraktes
Kontrolle	2	ganz gefüllt
Hefeaufschwemmung .	2	» »
Zucker	1,5	» »
Citronensäure	5	nur teilweise gefüllt
Chinin	5	» » »

Tabelle 4: Aufnahme von Karmin mit verschiedenen Zusätzen in den Verdauungstraktus.

IV. Zusammenfassung.

1. Es wird eine kurze Übersicht über die Sinnesorgane des Kopfsegmentes von *Drosophila melanogaster*-Larven gegeben. Das

von Keilin (1915) und Hertweck (1931) beschriebene, von Bolwig (1946) aber abgestrittene Antenno-Maxillar-Ganglion existiert.

2. Das Antennenorgan ist ein Geruchsorgan. Frischhefe liefert, unter den im natürlichen Nährsubstrat vorkommenden Substanzen, den anziehendsten Geruch. Orientierungsmechanismen sind Orthokinese und Klinokinese.

3. Das Maxillar-, das Ventral-, das Mundorgan und die Pharynx-Sinnesorgane haben Geschmacksfunktion. Süsses Futter wird rascher aufgenommen als geschmackloses.

4. Das Terminalorgan des Antenno-Maxillarganglions hat wahrscheinlich taktile Funktion.

5. Die Chordotonalorgane des Antenno-Maxillar-Komplexes scheinen zur Stimulation und Koordination der Kriechbewegungen beizutragen.

V. LITERATURVERZEICHNIS

Bolwig, N. 1946. *Sense and sense organs of the anterior end of the house-fly larvae.* Vidensk. Medd. naturh. Foren. 109: 82.

Gunn, D. L., Kennedy, J. S. and D. P. Pielou. 1937. *Classification of taxes and kineses.* Nature 140: 1064.

Hafez, M. 1950. *On the behaviour and sensory physiology of the house-fly larva, Musca domestica L.* Parasitol. 40: 215.

Hertweck, H. 1931. *Anatomie und Variabilität des Nervensystems und der Sinnesorgane von Drosophila melanogaster Meig.* Z. wiss. Zool. 139: 559.

Keilin, D. 1915. *Recherches sur les larves des Diptères Cyclorhaphes.* Bull. scient. France et Belg. 49: 15.

Strasburger, E. H. 1935. *Drosophila melanogaster Meigen. — Eine Einführung in den Bau und die Entwicklung.* Julius Springer Berlin.